

УДК 576.895.122

О СПЕЦИФИЧНОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА
DACTYLOGYRUS DIESING, 1950

Н. А. Изюмова

Институт биологии внутренних вод, Борок

Личинки некоторых дактилогиусов в ряде случаев могут садиться на не свойственных им хозяев, начинать свое развитие, но половозрелости не достигают. Половозрелые черви *D. auriculatus*, *D. chranilowi*, *D. cornu*, *D. crucifer*, *D. extensus*, *D. falcatus*, *D. nanus*, *D. vastator*, *D. wunderi*, *D. zandti*, пересаженные на жабры других хозяев, могут жить и продуцировать яйца.

Вопрос о специфичности паразитов к своим хозяевам — один из наиболее сложных биологических вопросов. Ему посвящена огромная литература, а в 1957 г. в Швейцарии был проведен специальный симпозиум, на котором было заслушано более 20 докладов. Однако с сожалением приходится отметить, что большинство исследователей останавливает свое внимание лишь на факте специфичности или, как ее рекомендует называть Быховский (1957), встречаемости, паразитов к своим хозяевам, не анализируя факторы, которые ее определяют. Павловский (1946) писал, что отношения между паразитами и хозяевами определяются тремя основными группами факторов: экологическими, морфологическими и физиологическими. Для решения вопроса, какая из этих групп является определяющей, необходимо проведение специальных экспериментальных исследований. При этом следует учесть, что в каждой группе паразитов существуют свои специфические приспособления в системе «паразит—хозяин».

Как известно, моногенеи вообще и представители рода *Dactylogyrus* в частности обнаруживают удивительную приуроченность к своим хозяевам. Узкая специфичность моногеней — паразитов рыб в ряде случаев помогает ихтиологам решать сложные вопросы таксономии.

Не затрагивая огромную литературу, посвященную специфичности паразитов к своим хозяевам, остановимся лишь на касающейся моногеней. И здесь, как и в других группах, большинство работ включает материалы, констатирующие факт специфичности. Эти работы хорошо известны специалистам и мы не будем на них останавливаться. Особого же внимания заслуживают экспериментальные работы, предпринятые рядом исследователей с целью выяснить сущность этого сложного биологического явления. Кратко остановимся на этих исследованиях.

Комб (Combes, 1966, 1968) поставил серию интересных экспериментов для выяснения вопроса о том, что представляют собой два близких вида рода *Polystomum* — *P. integerrimum* и *P. pelobates*. Морфологически они почти не отличаются, и поэтому одни авторы считают их экоморфами, а другие — самостоятельными видами. Для решения этого вопроса проводилось заражение стерильных головастиков (выведенных из икры) *Rana temporaria*, *Pelobates cultripes* и *Hyla arborea* личинками *Polystomum*. Опыты проводились в небольших кристаллизаторах. В каждом опыте участвовало по 10 головастиков и более ста личинок. В процессе этого эксперимента все личинки обнаруживали узкую специфичность к своим

хозяевам и проявляли явный таксис к головастикам своего вида. Автор считает, что здесь имеет значение биохимизм жаберных нитей головастиков, который и определяет этот таксис личинок. По мнению автора, это биохимическое различие, существующее в жаберной полости головастиков, и является той преградой, которая не допускает к головастикам личинок другого вида. В результате автор приходит к выводу о самостоятельности этих двух видов рода *Polystomum*, несмотря на слабые различия в их морфологии. К сожалению, автор проводил свои исследования только с личинками червей. Было бы интересно узнать, как же будут вести себя взрослые черви, пересаженные на другого, несвойственного им хозяина.

Керн (Kearn, 1967) провел серию экспериментов с *Entobdella solea*. Автор поставил цель — изучить степень специфичности этого паразита. Возможен ли переход его на других морских придонных рыб. В опыте участвовали пять видов рыб — *Solea solea*, *S. variegata*, *Limanda limanda*, *Buglossidium luteum* и *Pleuronectes platessa*. У рыб брались кусочки кожи и помещались в небольшой аквариум, где находилось большое количество плавающих личинок *Entobdella solea*. Опыты велись на свету и в темноте. Было обнаружено, что масса личинок даже в темноте безошибочно находила кусочки кожи своих обычных хозяев — *S. solea*, прикрепляясь к ним и сбрасывала реснички. На кусочках кожи других видов рыб были найдены единичные экземпляры. Было отмечено, что в тех случаях, когда личинки прикреплялись к коже несвойственных им хозяев (главным образом представителей плеуронектид), они, хотя и начинали развиваться, но половозрелости никогда не достигали. Автор предполагает, что у личинок на переднем конце тела имеются хеморецепторы, которые дают возможность различать кожу тех или иных рыб. Он считает, что и в эпидермисе рыб имеются специальные клетки, которые в свою очередь продуцируют специфические «запахи». Чтобы проверить это предположение была проведена еще серия оригинальных опытов. На кружки из жепатины экстрагировались секреты кожных желез *Solea solea*. Эти кружки вместе с контрольными, которые не были в контакте с кожей рыбы, помещались в небольшие сосуды, где имелись личинки *E. solea*. Опыт показал, что почти все личинки прикрепились к кружкам, которые содержали экстракт кожи рыбы, и лишь единичные экземпляры были обнаружены на контрольных кружках. Таким образом, автор установил, что личинки *E. solea* узко специфичны. Автор провел опыты и по пересадке взрослых червей анестезированным рыбам других видов. Он обнаружил, что взрослые черви могут прикрепляться к другим видам рыб, но более 30 час. они там не задерживаются.

Бовэ (Bovet, 1967) провел заражение стерильных рыб *Aramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus* личинками различных видов *Diplozoon*. Опыты показали, что личинки червей могут садиться на жабры несвойственных им хозяев, начинают там развиваться, но половозрелости не достигают. К сожалению, и этот автор не проводил опытов со взрослыми червями. А было бы интересно выяснить, как, на какой стадии онтогенеза проявляется специфичность этих паразитов к своим хозяевам.

Наши исследования касаются изучения специфичности некоторых видов дактилологусов, паразитирующих на жабрах пресноводных рыб. В настоящей статье приводим лишь предварительные результаты этих исследований. Работа проводится на экспериментальной базе Института биологии внутренних вод АН СССР (Борок).

Нас по-прежнему интересовал вопрос, почему *Dactylogyrus extensus* паразитирует на *Cyprinus carpio* и отсутствует на представителях рода *Carassius*. Как было показано ранее (Изюмова, 1956), заражение стерильных мальков карасей личинками *D. extensus* возможно лишь при очень тесном контакте рыб и паразитов. Однако развитие личинок на несвойственных хозяевах довольно скоро приостанавливается, и половозрелости черви не достигают. Для выяснения причин этого явления была поставлена серия экспериментов. В аквариум помещались три садка. В первом

были мальки карпа (20 экз.), обильно зараженные *D. extensus*, во втором — стерильные мальки карасей (12 экз.), в третьем — стерильные мальки карпа (12 экз.). Вскрытие мальков карасей и карпов (второй и третий садок) через 7—10—12 дней показало, что они оставались незараженными. Мальки же карпа в первом садке заражались еще более интенсивно и гибли. Таким образом, вышедшие из яиц личинки червей не расплывались, а оседали на мальках, которые были в этом садке. Затем опыт был несколько видоизменен. Из первого садка были удалены мальки карпов, но на дне его оставались яйца паразитов. Во второй и третий садки соответственно помещались опять стерильные мальки карасей и карпов. В этом случае вышедшие из яиц личинки, находящиеся в первом садке, вынуждены были искать себе хозяев. Они расплывались по аквариуму и попадали во второй и третий садки, проплывая расстояние более 80 см. Там они заражали мальков карпа (7—8 экз. на рыбу) и в небольшом количестве (1—2 экз.) мальков карасей. На мальках карасей были найдены только личинки. Половозрелые черви ни разу не были обнаружены.

Был поставлен еще один опыт. В этом же аквариуме, в первом садке, в течение трех дней выдерживались мальки карпа, интенсивно зараженные *D. extensus*. Затем рыба убиралась, а в аквариуме оставались только первый «пустой» садок и второй садок со стерильными карасями. Можно было предполагать, что все или большая часть личинок червей, вышедших из яиц в первом садке, оседает на жабрах карасей. Однако мальки карасей оказались не зараженными. Личинки «предпочитали» погибать, но не садиться на карасей. В чем же дело? Возможно, что некоторое объяснение этого явления можно сделать на основании еще одного опыта, поставленного нами ранее.

В небольшой кристаллизатор, где выводились из яиц личинки *D. extensus*, помещались соскобы с кожи карася и карпа. При внесении слизи в кристаллизатор личинки начинали плавать несколько быстрее, появлялось какое-то беспокойство в их движениях. Подплывая к слизи карася, они быстро от нее удалялись и плыли в противоположную сторону к слизи карпа. Здесь они начинали делать круговые движения, приближаясь к ней и, наконец, проникая в ее толщу, оседали там, сбрасывая реснички. В результате в течение двух-трех часов все личинки оказывались около или внутри слизи карпа. Этот опыт отчетливо показал наличие определенного хемотаксиса, который и определяет поведение личинок. Данные этого опыта перекликаются с приведенными наблюдениями Комба и Керн. Основываясь на результатах этого опыта, можно сделать предположение, что заражение мальков карасей во втором садке (первый вариант) объясняется тем, что личинки *D. extensus* под влиянием хемотаксиса плыли по направлению к карпам, а по пути к ним оседали на карасях. Здесь же следует заметить, что расстояние между садками, равное 80 см, не было препятствием ни для преодоления этого расстояния личинками, ни для улавливания ими определенного «запаха». В том случае, когда мальки карпа вместе с садками были удалены из аквариума, а там оставался лишь первый садок, где ранее сидели карпы, и второй садок с карасями, заражения карасей не происходило.

Итак, все опыты с личинками *D. extensus* показали, что у них существует узкая специфичность к карпам. Они могут садиться на жабры карасей только в случаях очень тесного контакта между личинками червей и их хозяевами (опыты в небольших кристаллизаторах) или когда личинки проплывают мимо карасей по пути к карпам. Эта узкая специфичность личинок *D. extensus* к своим хозяевам определяется, видимо, рядом факторов: наличием определенного хемотаксиса, который выработался исторически у личинок этого вида к своему хозяину. Этому способствует сложный процесс органогенеза, который может проходить нормально только на определенном хозяине. Эти наблюдения перекликаются с данными Быховского и Нагибиной (1967) о цикле развития *Gotocotyla* и *Pricea*. Авторы показали, что вылупившиеся из яиц свободноплавающие

личинки могут оседать на жабрах самых разнообразных пелагических рыб, где развиваются лишь до определенной стадии. Достижение же половозрелости ими возможно только при попадании на своего специфического хозяина.

По-видимому, формирование полового комплекса лимитирует развитие паразитов на или в других, не свойственных им хозяевах. В задачу наших дальнейших исследований входит изучение органогенеза червей в процессе их индивидуального развития и установление критических фаз этого развития.

Все изложенное касалось поведения личинок *D. extensus*. А как же реагируют взрослые черви при переносе их на других, не свойственных им хозяев, в частности на карасей? Используя ранее разработанную нами методику (Изюмова, 1953), жабры карпов с *D. extensus* пришивались под жаберную крышку карасей. Как показали наблюдения, уже через три часа после пришивания жабер карпов основная часть червей переходит на жабры карасей. Правда, в момент перехода с одних жабер на другие (даже при очень близком контакте) некоторое количество червей погибает. В опыте участвовало 126 карасей. Было обнаружено, что половозрелые черви не только переходят на жабры карасей, но и живут там 51 день (на больший срок опыт не ставился). Черви занимают среднюю часть жаберных лепестков, продуцируют яйца и по своему поведению ничем не отличаются от тех, которые находятся на жабрах карпов. Значительное сокращение численности червей на жабрах карасей по сравнению с количеством пришиваемых может быть объяснено не только гибелью червей при переходе с одних жабер на другие, но и, возможно, тем, что некоторое количество червей не достигло еще половозрелости и не способно было поэтому прижиться на другом хозяине. Этот опыт показал, что половозрелые *D. extensus* не обладают столь узкой специфичностью, как личинки, и могут жить на других хозяевах. Эти данные согласуются с материалами Дубининой (1966), которая показала, что у представителей разных классов паразитических червей степень специфичности определяется степенью сложности их морфофизиологического развития на разных фазах цикла.

Используя эту же методику, мы провели серию опытов по пересадке взрослых червей разных видов рода *Dactylogyurus* на жабры других, часто далеко не родственных хозяев (см. таблицу). В опыте участвовали *Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Rutilus rutilus*, *Aramis brama*, *A. ballerus*, *Leuciscus idus*. Им пришивались жабры рыб, указанных в первой графе таблицы. Цифры в графе «количество рыб в опыте» указывают на количество рыб-реципиентов, которым пришивались жабры другого вида рыб.

К сожалению, из-за трудности содержания рыб в аквариумах и даже в садках в прудах мы не смогли провести этот эксперимент с желаемой продолжительностью. Однако и эти данные показывают, что половозрелые черви могут переходить и жить на жабрах тех рыб, на которых в природе они, как правило, не встречаются.

Заслуживают внимания данные, касающиеся *Aramis brama* и *A. ballerus*. На жабрах *A. brama* 7–9 суток жили *D. vastator* и *D. chranilowi*. Можно предположить, что на жабрах леща могут жить и другие виды этого рода, но с ними опыты не ставились. На жабрах *A. ballerus*, где, как известно, паразитирует всего один вид — *D. chranilowi*, мы находим представителей восьми видов рода *Dactylogyurus* (*D. vastator*, *D. nanus*, *D. crucifer*, *D. cornu*, *D. zandti*, *D. auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*).

Создается впечатление, что эти виды весьма пластичны и могут легко переходить на других хозяев и жить там. Было высказано предположение, что те дактилогирысы, которые узко специфичны к своему хозяину, вернее те, которые являются единственными представителями на определенном виде рыб, менее пластичны и труднее переходят на другие виды. Однако это оказалось не совсем так, что видно на примере с *D. extensus* и особенно с *D. chranilowi*, который переходит на *Rutilus rutilus* и *Abr-*

Результаты опытов по пересадке дактилологиусов на несвойственных им хозяев

Виды рыб, жабры которых были пришиты	Число рыб в опыте	Результаты		Черви, перешедшие на нового хозяина	Продолжительность в сутках	
		положительный	отрицательный		жизни червей	опыта
<i>Cyprinus carpio</i>						
<i>Rutilus rutilus</i>	3	2	1	<i>D. crucifer</i> <i>D. nanus</i>	2 —	2 —
<i>Abramis ballerus</i>	2	—	2	—	—	—
<i>Carassius carassius</i>						
<i>Rutilus rutilus</i>	10	2	8	<i>D. crucifer</i>	3	10
<i>Abramis ballerus</i>	14	—	14	—	—	7
<i>A. brama</i>	4	—	4	—	—	11
<i>Cyprinus carpio</i>	50	19	31	<i>D. extensus</i>	51	51
<i>Rutilus rutilus</i>						
<i>Abramis ballerus</i>	3	1	2	<i>D. chranilowi</i>	4	4
<i>Abramis ballerus</i>						
<i>Abramis brama</i>	26	12	14	<i>D. falcatus</i> <i>D. auriculatus</i> <i>D. wunderi</i> <i>D. zandti</i> <i>D. cornu</i>	14 9 4 4 9	14 9 4 6 9
<i>Blicca bjoerkna</i>	2	2	—	<i>D. crucifer</i>	9	9
<i>Rutilus rutilus</i>	8	3	5	<i>D. nanus</i>	9	9
<i>Carassius carassius</i>	12	11	1	<i>D. vastator</i>	1 7	1 7
<i>Abramis brama</i>						
<i>Abramis ballerus</i>	52	14	38	<i>D. chranilowi</i>	9	12
<i>Carassius carassius</i>	3	2	1	<i>D. vastator</i>	7	7
<i>Leuciscus idus</i>						
<i>Rutilus rutilus</i>	2	—	2	—	—	7
<i>Abramis brama</i>	3	—	3	—	—	3
<i>A. ballerus</i>	10	—	10	—	—	5
Всего	204	68	136			

mis brama. Интересно, что *D. vastator* переходит на *A. brama* и *A. ballerus*. Следует заметить, что почти во всех случаях этого эксперимента наблюдалась откладка яиц червями. Не совсем понятно, почему ни на одном язе (*Leuciscus idus*) из 15 экз., участвовавших в опыте, ни разу не были обнаружены представители других видов дактилологиусов.

Результаты этих экспериментов в какой-то степени объясняют те редкие, и как мы называем нетипичные, случаи нахождения дактилологиусов на необычных хозяевах. Вероятно, в водоемах при каких-то условиях возможны случаи перехода взрослых червей с одной рыбы на другую.

Итак, в этом эксперименте, где участвовало 204 экз. рыб, было еще раз показано, что взрослые дактилологиусы могут жить на других, не свойственных им хозяевах. Однако остается неясным, что это — способность червей нормально жить и размножаться в необычных условиях или это простое переживание. Мы склонны рассматривать это явление как вы-

нужденное, и способность червей откладывать яйца, находясь на другом хозяине, еще не означает способности размножения на нем. В плане дальнейших исследований стоит получение личинок от червей, живущих на «чужом» хозяине, и попытки дальнейших заражений ими этих хозяев.

В процессе экспериментов мы столкнулись с интересным фактом. Для получения стерильных мальков карпа в ряде случаев мы обрабатывали рыб 6%-м раствором амиака в течение 1—1.5 мин. Когда заражение мальков было незначительным (1—2 экз.), обработанные амиаком, они легко заражались личинками *D. extensus*. Когда мальки были сильно заражены (6—12 экз.), то после обработки амиаком при прочих равных условиях они или совсем не заражались или это происходило очень редко. По-видимому, здесь имело место действие иммунитета, который и препятствовал заражению рыб. Поэтому при проведении экспериментальных работ по заражению рыб нельзя не учитывать явления иммунитета, безусловно связанного со специфичностью.

Возвращаясь к вопросу о факторах, определяющих специфичность паразитов вообще и дактилологусов в частности, следует сказать следующее.

1. В пределах данной группы карловых рыб, с которыми мы имели дело, решающим фактором, определяющим специфичность дактилологусов к своим хозяевам, является физиологический фактор. Сюда следует отнести процесс органогенеза и функционирование отдельных систем органов, наличие особых рецепторов, воспринимающих запахи и, наконец, способность питаться за счет другого хозяина.

2. Не менее важным является и экологический фактор, т. е. возможность встречи хозяев и паразитов, особенно в условиях естественных водоемов.

3. Фактор морфологический — морфология жаберного аппарата рыб, с одной стороны, и морфология прикрепительного аппарата червей, с другой — в данном конкретном случае, в условиях установившейся системы, не является препятствием для закрепления червей на жабрах других рыб.

Система «паразит—хозяин», включающая в себя явление специфичности, не может рассматриваться как что-то константное. В каждом конкретном случае следует выделять те или иные факторы, которые определяют устойчивость этой системы.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—509.
- Быховский Б. Е. и Нагибина Л. Ф. 1967. О «промежуточных» хозяевах у моногеней (Monogenoidea). Паразитол., 1 (2) : 117—122.
- Дубинина М. Н. 1966. Ремнексы фауны СССР. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—260.
- Изюмова Н. А. 1953. Материалы по методике изучения специфичности моногенетических сосальщиков. Тр. ЗИН АН СССР, 13 : 155—159.
- Изюмова Н. А. 1956. Специфичность *D. vastator* и *D. solidus* к их хозяевам. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 16 : 217—228.
- Павловский Е. Н. 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразита в процессе эволюции. Зоол. журн., 25 (4) : 289—304.
- Bovet I. 1967. Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon paradoxum* Nordman, 1832. Bull. de la Société neuchâteloise des sciences naturelles, 90 : 64—159.
- Combes Cl. 1966. Recherches experimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Rana temporaria* L. et de *Pelobates cultripes*. Bull. Soc. Zool. France, 91 (3) : 439—444.
- Combes Cl. 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie des Digénés et Monogénés d'Amphibiens dans l'est des Pyrénées. Mémoires du Mus. national d'histoire naturelle. Serie A, 51, f. unique : 1—195.
- Keegan O. 1967. Experiments on host-finding and host-specificity in the monogenean skin parasite *Entobdella solea*. Parasitology, 50 (3) : 585—605.

ON THE SPECIFICITY OF SOME SPECIES OF THE GENUS DACTYLOGYRUS
DIESING, 1850

N. A. Izjumova

S U M M A R Y

In experiment larvae of *Dactylogyridae* attached to unusual hosts only occasionally. In such rare cases they started to develop but failed to attain sexual maturity. When transferred to the gills of other hosts adults of *D. auriculatus*, *D. chranilowi*, *D. cornu*, *D. crucifer*, *D. extensus*, *D. falcatus*, *D. nanus*, *D. vastator*, *D. wunderi* and *D. zandi* lived there and produced eggs.
